

Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

Maria G. Oelhafen-Gandolla

von Aarau

Begutachtet von Herrn
Prof. Dr. V. ZISWILER
Zoologisches Museum der Universität Zürich

1981

Zürich 1980



Separatdruck aus:
Der Ornithologische Beobachter 78: 17-40 (1981)

Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae)¹

Maria G. Oelhafen

Die Familie Corvidae bildet innerhalb der Singvögel eine über die ganze Erde verbreitete, durch einen Komplex von gemeinsamen Merkmalen definierte Verwandtschaftsgruppe (Amadon 1944). Trotz zahlreicher Untersuchungen verschiedener Autoren (Amadon 1944, Goodwin 1976, Jollie 1978, Leach 1914, Sibley 1970) bestehen in bezug auf ihre taxonomische Stellung und Feingliederung noch Unsicherheiten und Meinungsverschiedenheiten.

Der Verdauungstrakt ist ein Organsystem von bedeutendem systematischem Wert, liefert er doch einerseits mit seinen ernährungsadaptiven Merkmalen Indizien zur Aufdeckung von Evolutionstrends, während andere seiner Strukturen eine hohe Merkmalskonstanz aufweisen und somit taxonomisch-diagnostischen Wert besitzen (Ziswiler 1967a, b, Ziswiler et al. 1972). Das vorhandene Schrifttum über den Verdauungstrakt der Corviden (Clara 1934, Müller 1922, Schreiner 1900) ist spärlich und von älterer Provenienz, zum Teil auch auf reine Beschreibung beschränkt (Greschick 1914).

Ich möchte mit dieser Untersuchung einerseits Zusammenhänge zwischen morphologischer Abwandlung des Verdauungstraktes und Ernährungsspezialisierung auf-

zeigen, andererseits die taxonomische Stellung und Feingliederung der Familie im Licht meiner Befunde neu diskutieren.

Weil die meisten europäischen Corviden in der Schweiz vorkommen und auch die meisten Artenkreise mindestens durch eine Art vertreten sind, konnte ich mich für meine Untersuchungen auf die einheimischen Arten beschränken. Die Gattung *Corvus* bot mir Gelegenheit zu einem Vergleich nahe verwandter Arten. Für die systematische Gliederung habe ich mich an die Monographie über die Corviden von Goodwin (1976) gehalten.

1. Material und Methoden

Für histologische Untersuchungen, Beobachtungen der Innenstrukturen und elektronenmikroskopische Aufnahmen (REM) fixierte ich Verdauungstrakte von frisch getöteten Tieren in Formol, Glutaraldehyd oder Bouin'scher Flüssigkeit. Für die makroskopischen Messungen benötigte ich eine größere Anzahl von Individuen. Ich verwendete dafür sowohl frisch getötete als auch tiefgefrorene Individuen (Tab. 1). Diese wurden mir freundlicherweise von der schweizerischen Vogelwarte Sempach zur Verfügung gestellt.

a) Makroskopische Präparation und Vermessung

Von jedem Vogel wurden das Körpergewicht und das Gewicht des Muskelmagens bestimmt. Am ausgebreiteten Verdauungs-

¹ Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Die Arbeit entstand am Zoologischen Museum der Universität Zürich im Rahmen eines Forschungsprogramms von Prof. V. Ziswiler, das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

kanal wurden die einzelnen Abschnitte vermessen, wie in den speziellen Kapiteln erläutert wird.

b) *Herstellung von Übersichtspräparaten für die Beobachtung von Oberflächenstrukturen*
Für die rasterelektronenmikroskopischen (REM) Untersuchungen wurden fixierte Abschnitte des Verdauungstraktes in ausgetrocknetem Zustand gefriergetrocknet und mit Gold bedampft.

Um eine größere Anzahl von Beobachtungen rasch durchführen zu können und um Frisch- oder Formolpräparate direkt zu untersuchen, entwickelte ich eine eigene Methode der Methylenblaufärbung zur Oberflächenbetrachtung. Darmstücke werden in einem Wachsschälchen mit physiologischer Lösung ausgebreitet und mit Nadeln fixiert, die überstehende Flüssigkeit abgeschüttet oder abgesogen. Eine 1% wässrige Methylenblaulösung wird darauf getropft, bis die Präparatfläche zugedeckt ist und, nach 20 bis 30 Sek. Einwirkung, unter einem der Konsistenz des Gewebes angepaßten Wasserstrahl abgewaschen. Auf diese Weise werden vor allem die oberflächlichen Partien blau gefärbt, während der in den Vertiefungen enthaltene Schleim eine Färbung der tiefer liegenden Strukturen verhindert. Beim Auswaschen wird der Schleim teilweise entfernt, so daß die tiefer liegenden Strukturen hell erscheinen. So zeichnen sich die Oberflächenstrukturen kontrastreich ab und können mit der Bino-kularlupe beobachtet und photographiert werden. Allerdings sehen die entsprechen-

den Photographien wie Negativbilder aus, da die tiefer liegenden, hellen Partien als Spitzen, die angefärbten Spitzen hingegen als beschattete Vertiefungen erscheinen. Für eine mühelose Interpretation werden deshalb mit Vorteil Papierabzüge von umgekehrten Negativen (Negativ-Aufnahmen) angefertigt.

c) *Mikroskopische Präparation und Vermessung*

Von je ein bis drei Exemplaren jeder Art wurden histologische Schnittserien des Oesophagus, des Drüsenmagens und des Darmrohres hergestellt.

Die untersuchten Spezies innerhalb der Corvidae unterscheiden sich erheblich in ihrer Größe und damit in ihrem Körpergewicht. Um eine bessere Vergleichbarkeit der Resultate zu erreichen, ist eine Transformation der linearen Meßwerte unumgänglich. Als günstige Transformationsgröße erweist sich die «Gewichtslänge» (Rensch 1946), die Kubikwurzel aus dem in Grammen gemessenen Körpergewicht (Tab. 1), durch welche die in mm gemessenen Außenwerte (transformierte mm-Meßwerte: tmm) und die in μ gemessenen Längenmaße der histologischen Strukturen (transformierte μ -Meßwerte: t μ) dividiert werden.

2. Oesophagus

Im leeren Zustand ist der Oesophagus ein Rohr von rundem bis elliptischem Quer-

Tab. 1. Untersuchte Arten, Körpergewichte (g) und «Gewichtslängen» ($\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$). N = Anzahl Individuen.

Art (Rasse)	N	Gewicht	Gewichtslänge
Dohle <i>Corvus monedula</i>	20	219 $\pm$ 8	6,02
Rabenkrähe <i>Corvus corone corone</i>	20	512 $\pm$ 12	8,00
Nebelkrähe <i>Corvus corone cornix</i>	2	444 $\pm$ 40	7,62
Saatkrähe <i>Corvus frugilegus</i>	14	444 $\pm$ 18	7,62
Kolkrabe <i>Corvus corax</i>	6	1147 $\pm$ 60	10,47
Alpendohle <i>Pyrhocorax graculus</i>	20	229 $\pm$ 6	6,12
Tannenhäher <i>Nucifraga caryocatactes</i>	20	170 $\pm$ 4	5,54
Elster <i>Pica pica</i>	20	199 $\pm$ 8	5,83
Eichelhäher <i>Garrulus glandarius</i>	20	157 $\pm$ 2	5,39

schnitt, das sich nur rostral etwas erweitert. Meine Untersuchungen konzentrieren sich auf den mittleren Bereich.

2.1. Qualitativer Vergleich (Tab. 2)

Alle untersuchten Arten besitzen im Innern des Oesophagus 10–12 Längsfalten, ungeachtet der Körpergröße. Beobachtungen am REM, an Methylenblau gefärbten Präparaten, sowie an histologischen Schnitten lassen Unterschiede in der Beschaffenheit des Faltenrückens erkennen. Der Rand des Faltenrückens kann abgerundet oder scharfkantig in das Lumen ragen, wobei die Seitenwände mehr oder weniger parallel oder konvergent verlaufen können.

Die Drüsenmündungen sind gleichmäßig auf die ganze Oberfläche der Falten verteilt, oder sie können nur in den Tiefen und an den Seitenwänden vorkommen, an der Kante des Faltenrückens hingegen weitgehend fehlen (Abb. 1a, b). Die Lamina propria greift oft mit papillenartigen Ausbuchtungen in die Lamina epithelialis. Diese Papillen enthalten sehr viele kollagene Fasern und können an den Faltenrücken besonders angereichert vorkommen (Abb. 1c). Sie sind mit der darunterliegenden Längsmuskelschicht verbunden.

Die Drüsen (Abb. 1a, b) können tubulös oder tubulo-alveolär, einfach, zusammengesetzt oder doppelt zusammengesetzt sein. Im unteren Abschnitt gegen den Drüsen-

magen zu werden sie bei allen Formen einfach, tubulös und ihre Dichte nimmt zu, bis sie in die Schleimdrüsen des Drüsenmagens übergehen. Immer befinden sich die Drüsenendstücke in der Lamina propria, sie verdrängen aber die Lamina epithelialis, so daß diese in ihrer Nähe viel dünner erscheint. Das Drüsenendstück ist mit hochprismatischem, der kurze Ausführungsgang mit isoprismatischem sezernierendem Epithel bedeckt. Die Muskulatur ist schwach entwickelt.

Auf der Suche nach dem Mechanismus, der dem Oesophagus von *Garrulus* erlaubt, sich um das Mehrfache seines Durchmessers zu dehnen, fixierte ich einen Oesophagus in gedehntem Zustand. Die histologischen Schnitte zeigen folgende Situation (Abb. 1d): Die kollagenen Fasern, welche in schlaffem Zustand radial gegen das Lumen gerichtet sind, legen sich flach an die Wand. Die Faserbündel der Muscularis mucosae, in schlaffem Zustand mehrschichtig, erscheinen nun einschichtig aufgereiht längs der Muscularis propria. Die Falten der Epithelialis und der Propria werden flach, nur noch die Bindegewebspapillen ragen, wenn auch flacher, in die Lamina epithelialis hinein. Die Drüsen werden kürzer, alveolär.

2.2. Quantitativer Vergleich

In Tabelle 3 sind die Resultate der verschiedenen Messungen zusammengefaßt.

Tab. 2. Oesophagus: qualitative Unterschiede. Faltenrücken: a = abgerundet, s = scharfkantig. Drüsenmündungen: h = homogen verteilt, n = nur auf den Falten-Seitenwänden vorhanden. Drüsentypen: t = tubulös, ta = tubulo-alveolär, e = einfach, z = zusammengesetzt, dz = doppelt zusammengesetzt. L. epith. = Lamina epithelialis. ++ = sehr zahlreich, + = zahlreich, ± = vereinzelt, – = fehlend.

	Falten- rücken	Drüsen- mündungen	Drüsentypen					Papillen der L. epith.
			t	ta	e	z	dz	
<i>C. monedula</i>	a	h	++	–	++	–	–	±
<i>C. corone</i>	a	h	+	+	±	++	–	+
<i>C. frugilegus</i>	a	h	+	+	+	±	–	±
<i>C. corax</i>	a	h	++	±	+	–	–	±
<i>Pyrrhocorax</i>	s	n	+	–	–	++	+	++
<i>Nucifraga</i>	s	h	+	+	+	±	–	±
<i>Pica</i>	a	h	+	+	±	++	–	±
<i>Garrulus</i>	s	n	+	–	–	+	++	++

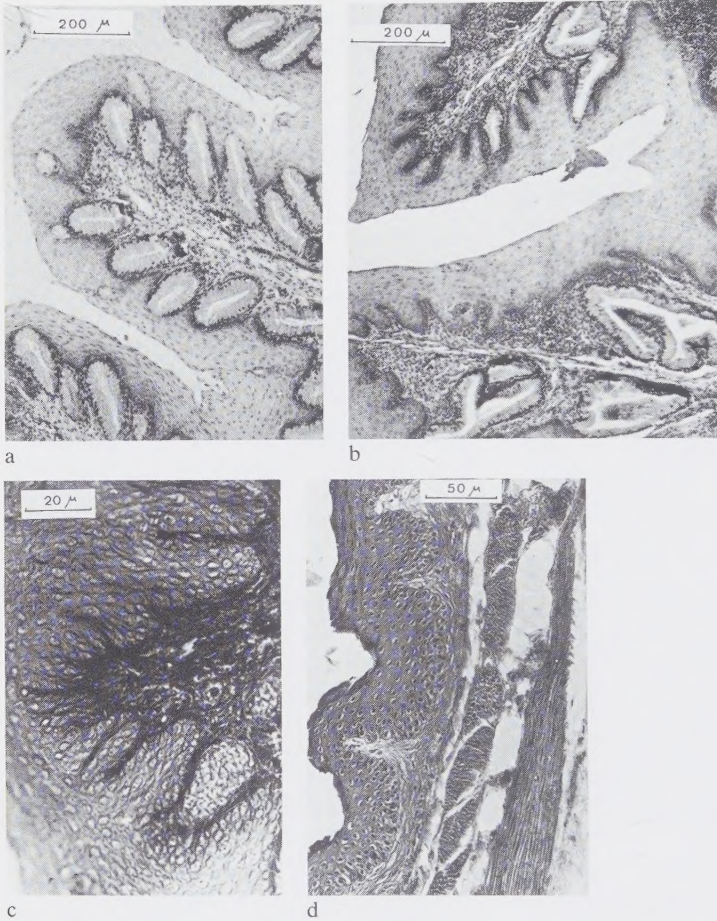


Abb. 1. Oesophagus; Querschnitt. **a.** Falten und Drüsen bei *Corvus monedula*, H.E.-Färbung. – **b.** Falten und Drüsen bei *Garrulus*, H.E.-Färbung. – **c.** Bindegewebspapillen der Lamina propria bei *Garrulus*, Azanfärbung. – **d.** Oesophaguswand in gedehntem Zustand bei *Garrulus*, H.E.-Färbung.

2.3. Diskussion

Histologische Beschreibungen des Verdauungstraktes von Corviden (Schreiner 1900, Greschick 1914) geben gute Übersichten, aber die Verwendungsmöglichkeit des Oesophagus als taxonomisches Unterscheidungsmerkmal wurde bisher nicht in Betracht gezogen. Die vorliegenden Befunde müssen vor einer taxonomischen Interpretation in erster Linie auf ihren funktionellen Zusammenhang mit den Ernährungsgewohnheiten untersucht werden.

2.3.1. Strukturtypen

Der Oesophagus der Corviden, der sich auf

der ganzen Länge – außer in den Übergangszonen zum Pharynx und zum Magen – wenig verändert, gleicht am ehesten der pars thoracica des Oesophagus anderer Passeres. In der Struktur der Drüsen, z. B. im Hinblick auf das sezernierende Gangepithel, gleichen die Corvidae am meisten den Ploceidae und Estrildidae. Der Differenzierungsgrad der Drüsen ist dabei von Art zu Art verschieden.

Garrulus und *Pyrrhonorax* erreichen mit den zusammengesetzten, multilobulären Drüsen den gleich hohen Differenzierungsgrad wie *Passer* (Ploceidae). Auch die Tatsache, daß die Muskulatur selbst im Spei-

Tab. 3. Oesophagus: quantitative Unterschiede. Oesophaguslänge (A) und -durchmesser (B); Streckung (C) und Mächtigkeit (D) der Lamina epithelialis; Mächtigkeit (D) der Lamina propria (L. propr.), der Lamina muscularis mucosae (L. musc. muc.) und der Tunica muscularis (Tun. musc.). tmm = transformierte mm-Meßwerte, μ = transformierte μ -Meßwerte (vgl. Kap. 1c).

	Oesophagus		Lamina epithelialis		L. propr.	L. musc. muc.	Tun. musc.	Drüsenzahl pro mm Wand
	A (tmm)	B (μ)	C (μ)	D (μ)	D (μ)	D (μ)	D (μ)	
<i>C. monedula</i>	9,6	580	2420	16,9	50,9	28,9	30,4	14,0
<i>C. corone</i>	13,1	560	2540	14,5	19,4	23,7	25,0	10,3
<i>C. frugilegus</i>	12,4	590						9,8
<i>C. corax</i>	13,1	430	2020	10,1	30,9	30,1	20,3	10,3
<i>Pyrrhocorax</i>	13,9	570	2310	16,9	49,1	53,1	32,7	9,3
<i>Nucifraga</i>	13,9	630	2500	17,9	80,7	30,2	30,0	6,2
<i>Pica</i>	12,0	600	2200	20,0	38,7	29,8	35,3	7,5
<i>Garrulus</i>	14,0	740	3580	23,5	37,8	25,0	33,4	4,0

cheroesophagus von *Garrulus* schwach entwickelt ist, erinnert unter allen von Ziswiler (1967) untersuchten Familien am ehesten an die Verhältnisse beim Speicherkropf der Ploceidae. Gesamthaft gesehen lassen sich innerhalb der Corvidae zwei extreme Strukturtypen des Oesophagus mit dazwischenliegenden Übergangsstufen unterscheiden.

Typ «*Corvus*»: Dicht stehende, überwiegend einfache, tubulo-alveoläre Drüsen, die auf der ganzen Faltenfläche münden; abgerundeter Faltenrücken und fast parallele Faltenwände; sehr geringe Dicke der Oesophaguswand, der Lamina epithelialis und der Lamina propria; wenige Bindegewebsfasern und geringe Papillenbildung. Diesem Typ entsprechen *Corvus corone*, *C. frugilegus* und *C. corax*, während *C. monedula* einerseits mit einer dicken Oesophaguswand, andererseits mit ausschließlich einfachen, extrem dicht stehenden Drüsen eine Sonderstellung einnimmt.

Typ «*Garrulus*»: Höchst differenzierte ausschließlich zusammengesetzte, multilobuläre Drüsen, welche wenig dicht stehen und selten auf dem Faltenrücken münden; kantige Faltenrücken und konvergente Faltenwände; mit sehr vielen kollagenen und elastischen Fasern und zahlreichen, ausgeprägten Papillen vor allem in den Faltenrücken; dicke Oesophaguswand. Diesem Typ entspricht, außer *Garrulus*, weitgehend *Pyrrhocorax*, der aber neben hochdifferen-

zierten, zusammengesetzten immer noch einzelne einfache Drüsen hat.

Pica und *Nucifraga* nehmen zwischen den erwähnten Typen eine Mittelstellung ein, indem sie Merkmale von beiden zeigen: bei *Pica* Falten sowie Drüsenform und Verteilung vom Typ «*Corvus*», Wanddicke und Schichtenverhältnis vom Typ «*Garrulus*»; bei *Nucifraga* Falten vom Typ «*Garrulus*» und Drüsen vom Typ «*Corvus*». Alle kleineren Formen, sowohl *Garrulus*, *Pyrrhocorax*, *Pica* und *Nucifraga*, als auch *Corvus monedula*, zeichnen sich durch die große Mächtigkeit der Oesophaguswand aus, woran vor allem die Lamina propria und die L. epithelialis beteiligt sind.

2.3.2. Oesophagus und Diät

Viele Corviden neigen zur Omnivorie und verhalten sich in bezug auf ihren Nahrungserwerb sehr plastisch. Goodwin (1976) gibt eine umfassende Übersicht über die Ernährungsweisen sämtlicher Rabenvogelarten. Es kommen dabei praktisch alle animalischen und vegetabilischen Nahrungsbestandteile vor, von Gemüse, Früchten, Körnern, lebenden Tieren, Eiern bis zu Aas und menschlichen Abfällen. Omnivorie und bevorzugte Nahrung bewegen sich bei den Corviden innerhalb artspezifischer Schranken, die ökologisch und jahreszeitlich bedingt sind (Groebels 1932, Coombs 1978). Vorzugsnahrung sind z.B. Eicheln für den Eichelhäher, Koniferensamen für

den Tannenhäher, Beeren für die Alpendohle, Aas von Säugern für den Kolkkraben, Insekten für die Dohle, während das weniger spezifische Nahrungsspektrum von Raben-, Saatkrähe und Elster sehr viel harte Gramineenkörner und -fasern enthält.

Ein Vergleich mit den Merkmalen ausgesprochen insektivorer und granivorer Formen (Ziswiler 1967a, Balla & Ziswiler 1979) läßt die Corviden, wie erwartet, in einer Zwischenstellung erscheinen. Im Gegensatz zu den Granivoren fehlt ihnen ein Kropf; wie die Fruchtfresser zeigen sie einen hohen, für alle Arten konstanten Faltungsgrad und eine ziemlich große Dehnbarkeit der Oesophaguswand; wie die insektivoren Vogelformen besitzen sie eine dicke Epithelschicht ohne Verhornung, jedoch mit starkem Abplattungsgrad, der wohl dem starken Anteil von Insekten- und harter Gramineennahrung zuzuschreiben ist. Der vermehrt aasfressende *Corvus corax* besitzt eine dünne Epithelschicht mit extrem starker Abplattung; direkt darunter ist die Lamina propria sehr dicht mit Lymphfollikeln besetzt. Auch *Pyrrhonorax*, welcher als Nahrung Beeren bevorzugt, und *Nucifraga* deren Nahrung zu einem großen Teil aus enthülsten Koniferensamen besteht, haben eine dünne Epithelialis.

2.3.3. Oesophagus als Speicherorgan

Manche Corvidenarten haben funktionelle Anpassungen, die sich für den Transport und die Speicherung von Futter eignen. Solche sind beispielsweise bei den *Corvus*-Arten, *Pica* und *Garrulus* die antelingualen Erweiterungen der Mundhöhle, die eine Veränderung der Zungenmuskulatur und des Hyoids (Egelis & Nekrasov, in Turcek & Kelso 1968) bedingen. Bei extremer angepaßten Arten kennen wir noch spezialisiere Einrichtungen, so den dehnbaren Oesophagus von *Garrulus* (Ich fand im Eichelhäheroesophagus bis zu 6 Eichel), oder die Einrichtung zum Nußnacken im Unterkiefer (Löhr 1970) und die sublinguale Tasche zum Speichern bei *Nucifraga* (Bock et al. 1973).

Da die Kehlkopftaschen zur Genüge un-

tersucht wurden, beschränke ich mich auf die Oesophagusuntersuchung. In diesem Zusammenhang fällt der Speicheroesophagus von *Garrulus* speziell auf. Wie beim Speicherkropf granivorer Singvögel (Ziswiler 1967) treten auch hier Merkmale auf wie vergrößerter Durchmesser, erhöhte Dehnbarkeit der Lamina epithelialis und geringe Dichte der Oesophagusdrüsen, kompensiert durch deren starke Verzweigung. Das Fehlen von Drüsenmündungen auf dem Faltenrücken steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit den voluminösen und kompakten Nahrungspartikeln wie Eicheln, welche die Ausführungsgänge an erhöhten Stellen verstopfen und beschädigen würden. Die extrem lange, tubulöse Form der Drüsen läßt sich funktionell dadurch begründen, daß in gespanntem Zustand der Wand die Drüsen eine alveoläre bis azinöse Form annehmen können und dadurch einem nicht allzu hohen Zug ausgesetzt sind. Auch die vermehrten kollagenen und elastischen Fasern in der Lamina propria und die Einteilungen der Muskulatur stehen mit der Dehnungs- und Kontraktionsfähigkeit des Oesophagus in Zusammenhang.

Die hier genannten Merkmale, jedoch ohne eine Vergrößerung des Oesophagusdurchmessers und der Epithelialis-Dehnbarkeit, treten auch bei *Pyrrhonorax graculus* auf. Ob die Alpendohle auch einen Speicher-Oesophagus besitzt, konnte ich weder feststellen noch aus der Literatur entnehmen. Goodwin (1976) schreibt: «Es ist möglich, daß solche dehnbare Mundhöhlen und/oder Speiseröhren bei den meisten Corviden vorhanden sind». Da die Corviden Gewölle produzieren, ist die Dehnbarkeit ihres Oesophagus sicher erhöht.

3. Drüsenmagen

3.1. Qualitativer Vergleich (Tab. 4)

Die Zusammengesetzten Drüsen (ZD), welche nur bei Vögeln vorkommen und in Form und Struktur ziemlich stark variieren,

Tab. 4. Drüsenmagen: qualitative Unterschiede und Außenmaße (tmm). Schlauchdrüsen (SD): Form (Fo) e = einfach, z = zusammengesetzt, Verlauf (V), g = gerade, w = gewunden. Zusammengesetzte Drüsen (ZD): zentrale Ausführkammer A = kurz und breit, B = lang und schmal. Lamellen (L): Schleimhautmuster C = in rundlichen Linien, D = in kantigen Linien verlaufend. Außenmaße (AM): Lg = Länge, Dm = Durchmesser.

	SD		ZD	L	AM	
	Fo	V			Lg	Dm
<i>C. monedula</i>	e	g	A	C	2,2	1,7
<i>C. corone</i>	e + z	g	A	D	2,3	1,6
<i>C. frugilegus</i>	e	g	A	D	2,9	1,6
<i>C. corax</i>	e + z	w	B	C	2,9	1,6
<i>Pyrrhocorax</i>	e + z	g	B	C	2,6	1,3
<i>Nucifraga</i>	e + z	g	B	D	1,8	1,3
<i>Pica</i>	e + z	g	A	D	2,8	1,5
<i>Garrulus</i>	e + z	g	B	C	3,2	1,8

sind bei den Corviden eher einheitlich ausgeprägt. Ihre hochovalen bis zylindrischen Drüsenkörper liegen einschichtig nebeneinander. Das Ausführsystem der ZD besteht aus der zentralen Ausführkammer und aus den Nebenkammern, welche bis zu dreifach unterkammert sein können. In sie mündet das multilobuläre Endstücksystem mit bis dreifach unterteilten Lobuli. Der Bau des Ausführsystems zeigt folgende Unterschiede (Abb. 2a): die zentrale Ausführkammer kann breit und kurz, weniger als halb so lang als die Gesamtdrüse sein (A) oder sie kann schmaler und mehr als halb so lang als die Gesamtdrüse sein (B). In diesem Falle sind die Nebenkammern kürzer.

Um die Mündungen der ZD und zwischen ihnen ist ein System von Lamellen gruppiert, die ins Magenlumen hineinragen. Es handelt sich um Epithelfalten mit einem Bindegewebsstroma. In ihrer Anordnung lassen sich zwei Muster unterscheiden, das eine mit mehr kantigen, rhombischen Formen (Abb. 2b: D), das andere mit eher rundlichen, rosettenartigen Formen (C).

Zwischen den Lamellen sind in der Tiefe röhrenförmige Schlauchdrüsen (SD) in die Magenwand eingesenkt. Sie sind kurz, tubulös, einfach oder selten zweiteilig und können gerade oder leicht gewunden verlaufen. Lamellen und Innenfläche der SD sind mit dem gleichen, einschichtigen, hochprismatischen Epithel bedeckt, dessen

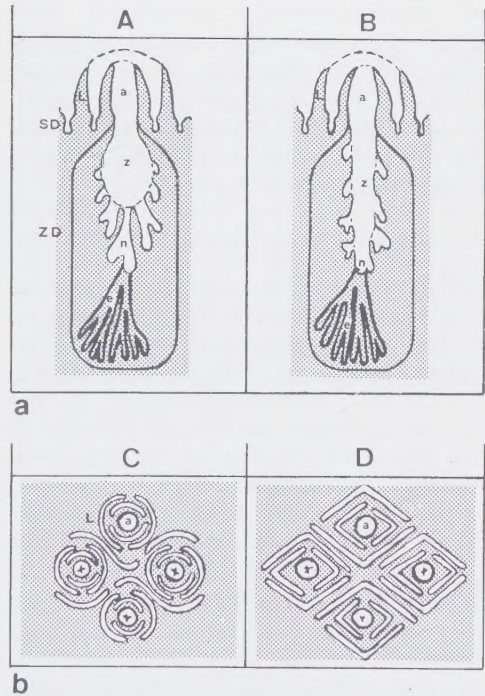


Abb. 2. Drüsenmagen; schematische Darstellung der Drüsen und Lamellen. **a.** Drüsentypen: A = zentrale Ausführkammer (z) kürzer, B = zentrale Ausführkammer länger als die Hälfte der Zusammengesetzten Drüsen. – **b.** Schleimhautmuster: C = rundliches, D = kantiges Muster. – L = Lamellen, SD = Schlauchdrüsen, ZD = Zusammengesetzte Drüsen, a = Ausführöffnung der ZD, z = zentrale Ausführkammer, n = Nebenkammer, e = Endstücksystem.

Tab. 5. Drüsenmagen: histologische Strukturen. SD = Schlauchdrüsen, L = Lamellen, ZD = Zusammengesetzte Drüsen, M. muc. = Muscularis mucosae, T. musc. = Tunica muscularis, Maße in μ m, Häufigkeiten in Anzahl pro mm Wand.

	SD Höhe	SD Anzahl/mm	L Höhe	L Anzahl/mm	ZD Höhe	ZD Breite	ZD Anzahl/mm	Dicke M. muc.	Dicke T. musc.	Höhe ZD	Höhe SD + L	Höhe ZD	Breite ZD
<i>C. monedula</i>	19,1	8,4	73	9,6	250	127	1,8	11	21	2,7		2,0	
<i>C. corone</i>	14,3	10,4	69	13,2	212	55	3,0	11	23	2,6		3,9	
<i>C. corax</i>	7,9	7,8	25	9,0	152	91	1,8	12	22	4,6		1,7	
<i>Pyrrhocorax</i>	10,1	9,2	42	11,4	243	103	2,0	13	29	4,6		2,4	
<i>Nucifraga</i>	17,8	5,4	32	8,4	234	104	1,8	15	36	4,7		2,3	
<i>Pica</i>	17,6	7,0	49	12,0	220	75	2,7	11	25	3,3		2,9	
<i>Garrulus</i>	10,6	3,3	48	13,2	257	94	3,0	13	30	4,4		2,7	

Zellen gegen den Fundus der SD immer flacher werden und kleinere, kompakte Kerne enthalten. Im Gegensatz zum isoprismatischen Epithel des ZD-Ausführungssystem lassen sich diese Epithelzellen und ihre Sekrete mit Alciangelb intensiv färben.

3.2. Quantitativer Vergleich

In Tab. 4 sind Länge und Durchmesser des Drüsenmagens zusammengefaßt. Relevante Meßwerte ergeben die Anzahl Drüsen pro mm Wand, die Höhe der Schlauchdrüsen und der Lamellen, die Anzahl, die Höhe und die Breite der ZD, die Mächtigkeit der Muscularis propria und der Muscularis mucosae. Zu Vergleichszwecken verwendete ich auch Verhältniszahlen: Quotient Höhe zu Breite der ZD und Quotient Höhe der ZD zur Summe der Höhen von SD und Lamellen (Tab. 5).

3.3. Diskussion

Der Drüsenmagen ist hochspezialisiert und wurde schon von vielen Autoren beschrieben (Clara 1934, Groebels 1932, Schreiner 1900, Swenander 1902). Ziswiler (1967) erkannte seine taxonomische Bedeutung und konnte außerdem bei granivoren Singvögeln einen funktionellen Zusammenhang zwischen der Voluminösität der Vorzugsnahrung und den Dimensionen des

Drüsenmagens feststellen. Unter den Corviden zeigt sich ein breites Spektrum von verschiedenen Merkmalskombinationen der Abmessungen des Drüsenmagens und der Drüsendichte. Wenn man sich vor Augen hält, daß die ZD Pepsinogen und Salzsäure sezernieren, so wird verständlich, daß ihre Ausbildung mit der Ernährungsweise in Zusammenhang steht.

Schon innerhalb der Gattung *Corvus* treten zahlreiche Varianten auf. *Corvus corax* mit der ausgeprägtesten Carnivorie, welcher kleine Vögel und Säuger ganz oder in großen Stücken hinunterwürgt, weist einen voluminösen Drüsenmagen auf, doch sind seine Drüsen kleiner und weniger dicht als bei den anderen Arten. Der hohe Proteingehalt der Vorzugsnahrung geht über den Bedarf des Baustoffwechsels hinaus, so daß schon eine geringere Menge Fermente die nötige Proteolyse gewährleistet. Bei den anderen Spezies von *Corvus* hat der Drüsenmagen ein geringes Volumen, dabei fällt *C. monedula* durch besonders große, aber wenig zahlreiche ZD auf; *C. corone* zeigt hingegen sehr schmale, aber zahlreiche ZD. *Garrulus* zeichnet sich durch seinen extrem voluminösen, mit zahlreichen, großen ZD dicht besetzten Magen aus, was sicher mit der aus Eicheln bestehenden, stärke reichen, aber eiweißarmen Vorzugsnahrung zusammenhängt. Auch Ziswiler (1967) in-

terpretiert ähnliche Befunde mit der Annahme, daß Vögel mit einem großen Anteil an proteinarmer Körnernahrung gezwungen sind, den geringen Proteingehalt der Nahrung durch eine möglichst effiziente Eiweißverdauung zu kompensieren. *Pyrrhocorax* und *Nucifraga* zeigen wie *Garrulus* verhältnismäßig voluminöse ZD, deren Dichte jedoch gering ist. *Nucifraga* weist den kleinsten Magen auf, was gut mit dem höheren Öl- und Eiweißgehalt der Koniferensamen übereinstimmt.

Ein Vergleich der ZD der Corviden mit denen anderer Singvogelfamilien ergibt, daß sie in bezug auf ihre Anordnung in einer einzigen Schicht und den Differenzierungsgrad des Endstücksystems mit schlauchförmigen, bis zu dreifach verzweigten Lobuli mit den Verhältnissen bei den Ploceidae, den Estrildidae (Ziswiler 1967) und den Paridae (Balla & Ziswiler 1979) weitgehend übereinstimmen. Das Ausführungssystem der ZD weist innerhalb der Corviden einheitlich eine bis zu dreifach verzweigte Kammerung auf, hingegen treten in der Größe der zentralen Ausführkammer Artunterschiede auf: bei *C. monedula*, *C. corone*, *C. frugilegus* und *Pica* ist die zentrale Ausführkammer weniger als halb so lang als die gesamte ZD (Abb. 2a: A), während sie bei *C. corax* und den anderen Arten bis ins äußerste Drittel der Drüse hineinragt (Abb. 2a: B).

Die Schlauchdrüschicht, die von mehreren Autoren schon früher beschrieben wurde (Groebels 1930, Stresemann 1934, Swenander 1902), erreicht bei insektenfressenden Vögeln die stärkste Entwicklung. Da die Lamellen und die SD nicht scharf gegeneinander abzugrenzen sind und beide vom gleichen schleimbildenden Epithel bedeckt werden, habe ich für Vergleichszwecke ihre Höhen addiert. Diese sind bei *Corvus monedula* am größten: vermutlich ist die Vermehrung des schleimbildenden Gewebes dazu bestimmt, die Magenwände vor Beschädigungen durch die harte, kantige Insektennahrung zu schützen. Auch bei *Corvus corone* und *Pica* mit ihrer harten, faserigen Nahrung sind die

Lamellen und SD höher, während bei *Garrulus*, *Nucifraga* und *Pyrrhocorax* die entsprechende Schicht verhältnismäßig dünn ist.

Die verschiedenen Muster der Lamellenanordnung heben sich weniger deutlich voneinander ab als die Darmfaltenmuster. Immerhin zeichnen sich zwei Gruppen ab: Vorwiegend kantige Muster (Abb. 2b: D) haben *Corvus corone*, *C. frugilegus*, *Pica* und *Nucifraga*, während die übrigen Arten das rundliche Muster (Abb. 2b: C) zeigen.

4. Muskelmagen

Eine eingehende Voruntersuchung des Muskelmagens bei den verschiedenen Arten ergab, daß seine unterschiedliche Gestalt und sein Gewicht von der Stärke der Muskulatur abhängen. Diese steht im engen Zusammenhang mit der Ernährungsweise und läßt sich sogar individuell leicht beeinflussen. Füttert man junge Rabenkrähen mit stark eiweißhaltiger Nahrung, so wird ihr Magen sehr ähnlich demjenigen des Kolkrahen, dessen Nahrung auch besonders eiweißreich ist. Der Muskelmagen erscheint deshalb als ungeeignetes Objekt für die Beurteilung systematischer Beziehungen bei Corviden.

5. Darm

5.1. Äußere Gliederung

Der Darm der Vögel läßt sich äußerlich in zwei gut unterscheidbare Abschnitte gliedern, den Dünndarm, vom Pylorus bis zur Mündungsstelle der Blinddärme reichend, und den Enddarm, der sich von der Mündung der Blinddärme bis zum Kloakenausgang erstreckt. In bezug auf die Anordnung der Darmschlingen entsprechen die Corviden dem cyclocoelen Grundschema der Passeres (Mitchell 1901, Gadow 1889). In Tab. 6 sind die Abmessungen der verschiedenen Darmteile zusammengefaßt.

Tab. 6. Darm: Vergleich der einzelnen Abschnitte in tmm.

	Dünndarm Länge	Enddarm Länge	Blinddärme	
			Länge	Breite
<i>C. monedula</i>	80	2,7	1,7	0,35
<i>C. corone</i>	129	3,0	1,6	0,30
<i>C. frugilegus</i>	122	2,8	2,1	0,36
<i>C. corax</i>	108	2,8	1,7	0,31
<i>Pyrrhocorax</i>	58	2,2	1,5	0,34
<i>Nucifraga</i>	72	2,2	1,3	0,36
<i>Pica</i>	95	3,6	1,5	0,40
<i>Garrulus</i>	95	3,8	1,7	0,46

5.2. Dünndarm

Auf Grund seiner histologischen Struktur kann man den Dünndarm in einen Duodenalteil und einen Ileumteil gliedern; diese sind aber nicht scharf voneinander abgehoben, sondern gehen allmählich ineinander über. Der typische Duodenalaufbau reicht viel weiter caudal als bis zur Einmündung der Gallengänge. Bei den Corviden umfaßt der Duodenalteil ungefähr das erste Drittel bis die Hälfte der Dünndarmlänge.

Die histologischen Darmstrukturen sind bei allen Corvidenarten ähnlich und unterscheiden sich nicht grundsätzlich von denen, welche Hodges (1974) für das Haushuhn beschrieben hat. Zwischen den Saumzellen des Epithels sind schleimbildende Becherzellen eingestreut, die sich mit Alciangelb anfärben lassen. Ihre Anzahl nimmt bei den Corviden caudalwärts zu. Auch reichen die Saum- und Becherzellen in die Kryptenschläuche hinein, jedoch nicht in die Kryptenendstücke, deren Epithel keinen Stäbchensaum aufweist. Der Ileumteil zeigt dem Duodenalteil gegenüber keine prinzipiellen qualitativen Strukturunterschiede. In der Regel sind sämtliche Strukturen der Lamina propria im Ileumteil weniger stark entwickelt.

Qualitative Artunterschiede lassen sich nicht feststellen, wohl aber solche in der Menge der Muskelfasern und der kollagenen Fasern im Zottenstroma. Verschiedene Strukturen des Duodenalteils, des Ileumteils und des Enddarms eignen sich für einen quantitativen Vergleich zwischen den

Arten; die Meßresultate sind in Tab. 7 aufgeführt.

5.3. Enddarm

Der Enddarm, zwischen der Caeca-Einmündung und der Kloake, bildet ein kurzes, gerades, sehr dehnbares Rohr. Seine histologischen Strukturen sind ein getreues, aber zunehmend flacher werdendes Abbild des Dünndarmes. Im Epithel finden sich Becherzellen bis in die Kryptenendstücke. In der Lamina propria sind Lymphozytenansammlungen häufiger. Die Ringmuskelschicht ist ziemlich stark ausgeprägt und stellenweise stark durch Bindegewebe unterteilt. Weiter caudal im Coprodaeum verändert sich die bisherige Anordnung der Muskulatur, und es treten grobe Querfalten auf (Greschick 1914). Alle von mir untersuchten Corviden-Arten weisen die gleichen Verhältnisse auf.

5.4. Blinddärme

Bei den Corviden sind die Blinddärme klein und rudimentär, grobmorphologisch zeigen sie geringfügige Unterschiede in Länge und Durchmesser (Tab. 6).

Nahe bei der Mündung entspricht ihre Wand, obwohl dünner, der Darmwand. Falten umschließen ein schmales Lumen. Einige Krypten mit schwach ausgebildeten Schläuchen finden sich in der Lamina propria, welche sehr stark von Lymphocyten infiltriert ist. Um das Lumen ist das Epithel hochprismatisch mit Saum- und Becherzellen; diese kommen auch in den wenig zahl-

Tab.7. Darm, histologische Meßwerte (µm). A = Darmabschnitt (a = Duodenalabschnitt, b = Ileumabschnitt, c = Enddarm), B = größter Durchmesser, C = mittlere Faltenhöhe, D = mittlere Faltenbreite, E = Anzahl Falten pro Querschnitt, F = Dicke der Kryptenschicht, G = Durchmesser des Kryptenendstückes, H = Dicke der inneren Längsmuskelschicht, I = Dicke der Ringmuskelschicht, K = Dicke der äußeren Längsmuskelschicht.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K
<i>C.monedula</i>	a	1196	166	19	45	83	16	4,5	22	3,3
	b	747	97	8	62	47	14	1,2	11	2,1
	c	1238	66	11	58	49	11	4,9	11	4,5
<i>C.corone</i>	a	775	167	8	86	48	13	2,1	13	4,1
	b	625	52	6	84	31	10	3,4	13	3,4
	c	1187	31	6	88	42	8	6,3	13	6,3
<i>C.frugilegus</i>	a	986	179	13	66	70	12	2,2	13	4,3
	b	815	66	7	64	33	11	4,3	13	4,1
	c	1315	26	7	68	44	9	6,6	26	8,8
<i>C.corax</i>	a	840	127	13	64	79	8	2,6	10	4,8
	b	1050	23	6	50	48	7	3,2	10	3,2
	c	649	119	16	56	67	8	1,9	9	3,1
<i>Pyrrhocorax</i>	a	1143	218	16	68	95	14	1,6	19	4,4
	b	1013	122	11	54	49	8	3,3	16	3,3
	c	1013	143	14	56	41	10	5,4	16	5,4
<i>Nucifraga</i>	a	972	120	15	38	90	12	2,9	17	4,6
	b	900	120	15	49	80	9	3,0	11	3,6
	c	1081	90	15	49	30	11	5,9	12	5,9
<i>Pica</i>	a	1355	177	20	48	80	12	2,9	17	4,6
	b	772	86	14	46	43	12	4,6	24	6,8
	c	789	28	12	46	68	7	2,9	12	3,9
<i>Garrulus</i>	a	1576	216	19	42	93	15	3,7	19	7,4
	b	1335	92	15	42	46	12	3,7	29	7,2
	c	1012	71	14	42	28	11	3,9	29	5,7

reichen Krypten vor. Die Muskulatur ist verhältnismäßig schwächer als in der Darmwand.

Weiter distal von der Mündung erscheinen immer größere Lymphfollikel, welche das Lumen zu einer feinen Spalte verengen und allmählich alle Darmwandstrukturen der Lamina propria verdrängen. Die Krypten werden immer seltener. Die Muskulatur ist sehr dünn und meistens auf die Ringschicht reduziert. Eine gut entwickelte Serosa umfaßt die Blinddärme und befestigt sie am Darmrohr.

Ich fand diese Situation bei allen untersuchten Corvidenarten, wobei das Lumen und die Wandstrukturen bald mehr, bald weniger distal zugunsten des Lymphgewebes verdrängt sind. Das steht aber wahrscheinlich mit dem Alter und Gesundheitszustand der betreffenden Individuen in Zusammenhang.

5.5. Schleimhautmuster

Die Notwendigkeit der Oberflächenvergrößerung bedingt auf der Innenfläche des Darmes die Entwicklung eines Schleimhautreliefs, das je nach Art ein bestimmtes, regelmäßiges Muster zeigt. Bei den von mir untersuchten Formen lassen sich folgende Relieftypen feststellen (Abb.3):

(E) Zickzackfalten: Die Längsfalten laufen parallel zueinander in Zickzacklinien (Abb.4c).

(F) Verstrebte Zickzackfalten: Auf der Außenseite der Winkel entstehen verstreubungsartige Wandverlängerungen gegen die Nachbarfalten.

(G) Netzfalten: Die Zickzackfalten sind mehr oder weniger regelmäßig miteinander durch Querwände verbunden (Abb.4b).

(H, I) Unterteilte Netzfalten: 1 bis 3 zusätzliche lamelläre Querwände unterteilen

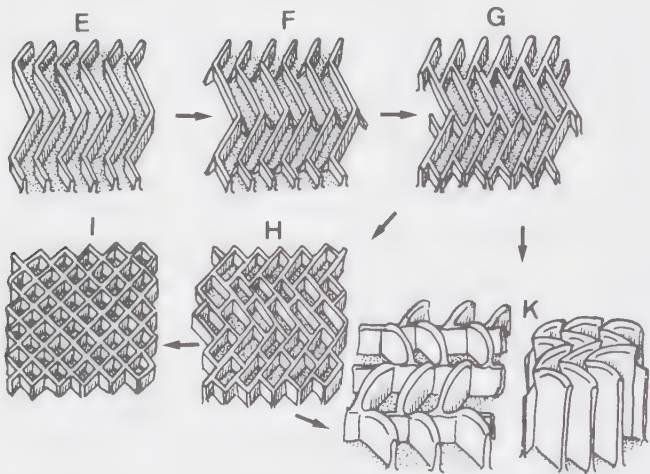


Abb. 3. Darm; halbschematische Darstellung des Schleimhautreliefs. E = Zickzackfalten, F = verstreute Zickzackfalten, G = Netzfalten, H = einfach-, I = mehrfachunterteilte Netzfalten, K = überstehende Lappen in schlaffem und gedehntem Zustand; die Pfeile zeigen die Richtungen der Entwicklung des Musters.

die Kammern der Netzfalten. Es entsteht so ein Muster von rechteckigen, sechseckigen oder quadratischen Kämmerchen, das man als Wabenmuster bezeichnen kann (Abb. 7d).
(K) Alle drei Typen können, vor allem im Duodenalteil, zusätzliche Strukturen zur Oberflächenvergrößerung aufweisen, indem sich mehr oder weniger breite, lamellen- oder fingerförmige Lappen über jedem Segmentstück der Falten erheben. Sie er-

zeugen Oberflächenbilder, die von früheren Autoren als Rundzotten oder als versetzte Lamellen bezeichnet worden sind (Abb. 4a, Abb. 7b, c).
Da der Darm der von mir untersuchten Arten relativ groß ist, war es möglich, sowohl histologische Schnitte als auch unter der Binokularlupe seziierte, mit Methylenblau angefärbte Totalpräparate in die Untersuchung einzubeziehen. Nach der ersten Untersuchung eines Totalpräparates

Tab. 8. Darm: Vergleich des Schleimhautmusters. Faltentyp (nach Abb. 3): E = Zickzackfalten, F = verstreute Zickzackfalten, G = Netzfalten, H = einfach unterteilte Netzfalten, I = mehrfach unterteilte Netzfalten, K = überstehende halbkreisförmige Zotten, g = gleichmäßig erhöhtes Muster; ++ = hoch, + = mäßig hoch, ± = niedrig, - = flach. *C. corone*-EW = ausschließlich mit Proteinnahrung gefütterte Rabenkrähen.

	Duodenalteil				Ileumteil				Enddarm			
	Falten- typ	herausragende Strukturen			Falten- typ	herausragende Strukturen			Falten- typ	herausragende Strukturen		
		Form	Höhe			Form	Höhe			Form	Höhe	
<i>C. monedula</i>	(H), G	(K), g	++		(G), F	g	+		E	g	±	
<i>C. corone corone</i>	I	g	++		I, (G)	g	+		I		-	
<i>C. corone</i> -EW	I	g	++		I, (G)	g	+		I		-	
<i>C. corone cornix</i>	I	g	++		I, (G)	g	+		I		-	
<i>C. frugilegus</i>	G, (E)	K	++		F	g	+		E	g	±	
<i>C. corax</i>	G	K	+		(F), E	g	+		E	g	±	
<i>Pyrrhocorax</i>	G	g	++		G, (F)	g	+		E	g	+	
<i>Nucifraga</i>	G	K	+		G, (F)	g	+		E	g	+	
<i>Pica</i>	G	(K), g	+		G	g	+		(F), E	g	±	
<i>Garrulus</i>	G	K	++		G	K	+		L, (E)	g	+	

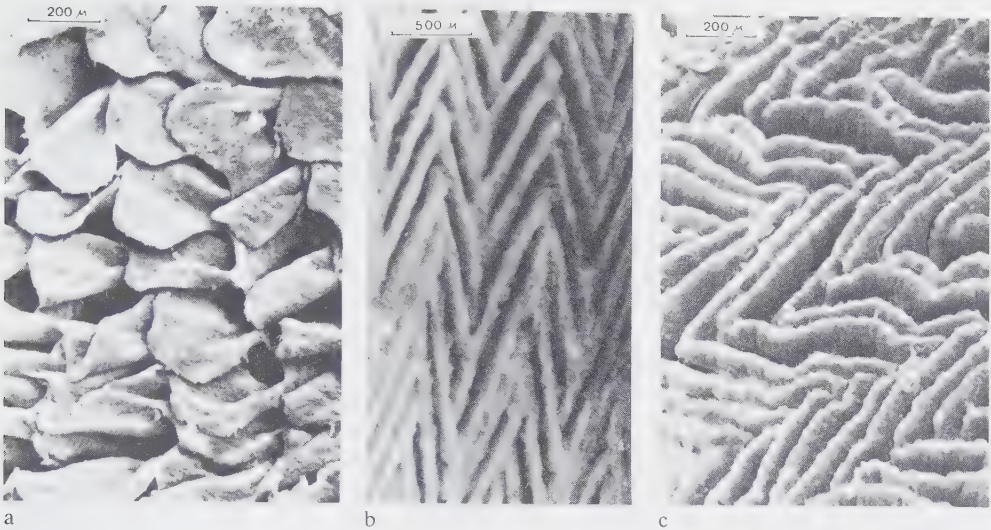


Abb. 4. Darm; Schleimhautmuster. **a.** Duodenum bei *Nucifraga*, REM-Aufnahme. – **b.** Ileum bei *Pica*, ungefärbt. – **c.** Enddarm bei *Nucifraga*, REM-Aufnahme.

konnte ich die Lamina epithelialis entfernen, welche auch im fixierten Zustand sehr zart bleibt, und so die viel widerstandsfähigere Lamina propria freilegen. Diese Präparate zeigen dann viel prägnanter die Form des Musters, während der hochprismatische Epithelüberzug im Normalzustand keine Sicht in die Tiefe gestattet. In Tab. 8 sind die Schleimhautmuster der verschiedenen Corvidenarten zusammengestellt.

Es ist zu beachten, daß je nach Stärke und Richtung der Spannung in der Darmwand sich die Muster in typischer Weise verformen können. Durch Phenoxetolbehandlung (Steinmann 1975) konnte ich die Elastizität der Präparate erhöhen und die Verformung der Muster bei unterschiedlichem Dehnungszustand und unterschiedlicher Zugrichtung vergleichen, z.B. beim einfach unterteilten Netzfaltenmuster von *Corvus monedula* (Abb. 5). In entspanntem Zustand ist das Zickzackmuster sehr ausgeprägt, die Grundrisse der Kammern sind Parallelogramme (a). Bei schwacher Dehnung in Längsrichtung strecken sich die Zickzacklinien, die Kammern werden rechteckig und bleiben diagonal gestellt (b).

Wenn der Zug in Längs- und Querrichtung stark ist, so entsteht ein Wabenmuster mit sechseckigen Kammern (c). Erfolgt die Dehnung aber in Querrichtung, so entstehen rechteckige Kammern, die quer gestellt sind und deren Ecken nicht mehr den ursprünglichen Eckpunkten entsprechen (d). Dies hat vor allem insofern eine Bedeutung, als beim überhöhten Faltentyp mit Lamellen auf den Längswänden die Richtung der Lamellen je nach Dehnungsgrad und -richtung verschieden sein kann.

Die Netzfalten zeigen bei den verschiedenen Arten nicht immer das gleiche Muster. Bei *Pica* überwiegen geradlinige Formen: scharf spitzwinklige, rhombische Kästchen (Abb. 4b). Bei *Pyrrhocorax* hingegen herrschen runde Formen vor: in schlaffem Zustand sind die Kästchen S-förmig, in gedehntem werden sie spindelförmig. Im Ileum wird das Muster weniger hoch und ist meistens im Enddarm auf Zickzackfalten reduziert. Eine Ausnahme macht *Corvus corone*, bei welchem sich das Wabenmuster über den ganzen Darm erstreckt, nur im caudalen Ileumdrittel wird es oft flach und unregelmäßig. Die gleichen Befunde gelten auch für *C. corone cornix*.

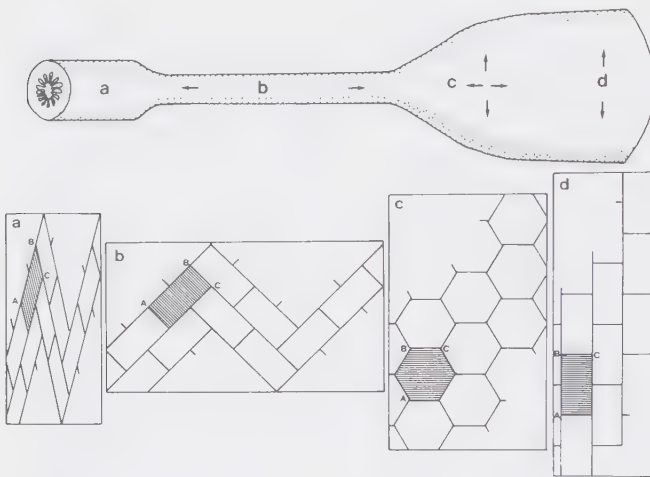


Abb. 5. Darm; schematische Darstellung des Verhaltens von Netzfalten in verschiedenen Dehnungszuständen bei *Corvus monedula*. **a.** Entspannter Zustand; **b.** Dehnung in Längsrichtung; **c.** Dehnung in Längs- und Querrichtung; **d.** Dehnung in Querrichtung.

Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß dieses Muster unabhängig von der Ernährung ausgebildet wird: Mit reiner Proteinernährung aufgezogene Exemplare von *Corvus corone* zeigen das gleiche Wabenmuster wie die wildlebenden Individuen (Tab. 8).

5.6. Ontogenie des Schleimhautmusters

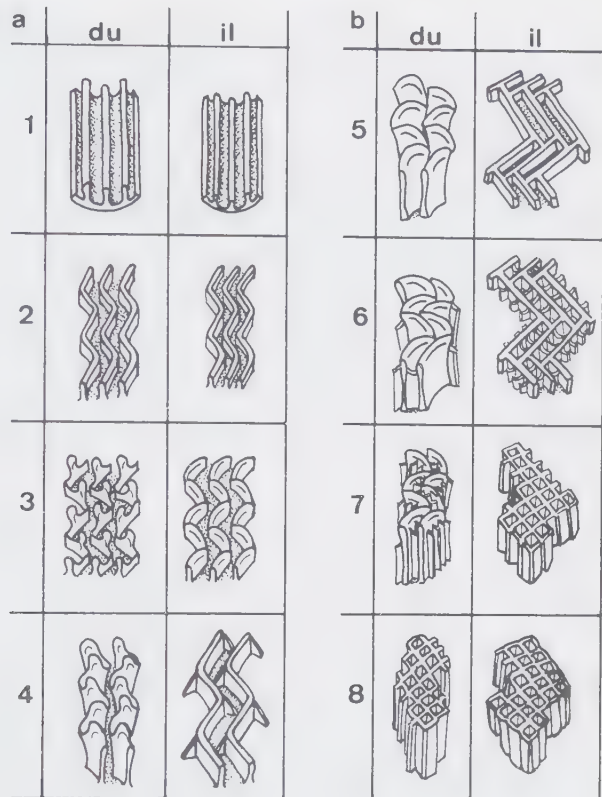
Die Feststellung, daß die Darmschleimhaut im untern Ileum Zickzackfalten bildet, während im oberen Darmabschnitt Netzfalten und Wabenmuster auftreten, bestätigt das Postulat des «von caudal nach rostral zunehmenden Differenzierungsgradienten» von Ziswiler (1967). Nur *Corvus corone*, bei welchem das Zickzackmuster fehlt, wirft die Frage auf: Könnte nicht doch Clara (1926b) recht gehabt haben, als er meinte, ein Wabenmuster sei primär, indem sich Lamellen rund um die Kryptenöffnungen erhoben hätten, und das Zickzackmuster leite sich sekundär von diesem «primitiven Netz-Grundrelief» ab? Zur Abklärung dieser Frage untersuchte ich die Ontogenese des Wabenmusters von *Corvus corone*.

Es stand mir dafür eine Serie von Embryonen und Jungtieren zur Verfügung. Zum Vergleich wählte ich drei Embryonalstadien, ein frischgeschlüpftes Tier und fünf Jugendstadien nach dem Schlüpfen bis zum Alter von ca. $\frac{1}{4}$ Jahr. Da das Alter der Em-

bryonen nicht genau in Tagen nach dem Brutbeginn festzustellen war, wählte ich als Altersmerkmal die Scheitel-Steißlänge (Sch-St) und den Darmdurchmesser im Duodenalabschnitt (Darm $\varnothing$). Für die Jungvögel wurde das Alter in Tagen nach dem Schlüpfen angegeben. Es wurden Abschnitte aus der Duodenalschlinge, aus verschiedenen Ileumhöhen und aus dem Enddarm untersucht.

Abb. 6 zeigt halbschematisch die Entwicklung des Darmmusters in acht repräsentativen Altersstadien. – Im kleinsten Embryo (Nr. 1: Sch-St 45 mm, Darm $\varnothing$ 0,5 mm) ist die ganze Darminnenfläche von geraden, parallel verlaufenden Längsfalten überzogen. – Ein etwas größerer Embryo (Nr. 2: Sch-St 65 mm, Darm $\varnothing$ 1,5 mm) zeigt über die ganze Darmlänge regelmäßige, parallele Zickzackfalten (Abb. 7a). In einem Zwischenstadium zwischen diesen beiden Embryonen erstreckt sich das Zickzackmuster noch nicht über den ganzen Darm, sondern tritt erst im rostralen Teil des Duodenums und im caudalen Teil des Ileums bei der Einmündung der Blinddärme auf, während der mittlere Darmteil noch mit gestreckten Falten besetzt ist. – Im Stadium kurz vor dem Schlüpfen (Nr. 3: Sch-St 85 mm, Darm $\varnothing$ 2,5 mm) sind im Duodenum die Segmente der Zickzackfalten bereits stark durch fingerförmige Lap-

Abb. 6. Darm; Ontogenie des Schleimhautmusters bei *Corvus corone*, halbschematische Darstellung. **a.** Embryonalstadien: 1 = Scheitel-Steißlänge 45 mm, 2 = Sch-St 65 mm, 3 = Sch-St 85 mm, 4 = frisch geschlüpft. – **b.** Jungvögel: 5 = 4tägiger, 6 = 12tägiger, 7 = 20tägiger Nestling, 8 = vierteljähriger Vogel. – du = Duodenalteil, il = Ileumteil.



pen erhöht (Abb. 7b). Oberflächlich betrachtet erweckt dieses Relief den Eindruck von versetzten Rundzotten. Im Ileum finden sich nur leichte, halbmondförmige Lappen auf den Zickzackfalten. – Im frischgeschlüpften Individuum (Nr. 4) zeigen sich im Duodenum die gleichen Strukturen wie im letzten Stadium, doch hat ihre Höhe zugenommen. Im Ileum haben sich durch Nachwachsen an den Winkeln die Faltenerhöhungen ausgeglichen, und an den Ecken erscheinen Wandverstreben. – Beim 4 Tage alten Nestling (Nr. 5) zeigt die Innenfläche des Duodenums nicht mehr fingerförmige, sondern stumpfe, rundliche, versetzte Lappen (Abb. 7c). Im Ileum erreichen die Verstreben die benachbarten Falten, so daß allmählich ein Netzfaltenmuster entsteht, dessen Zickzackfalten dicker, deren Querwände dünner sind. – Beim 12

Tage alten Nestling (Nr. 6) sind im Duodenum die Falten sehr hoch, die vorstehenden Lappen rundlich. In der Tiefe treten Querwände auf. Das Ileum ist durch zusätzliche Querwände unterteilt; diese sind noch sehr dünn, doch läßt sich in der Tiefe ein Wabenmuster erkennen. – Beim 20tägigen Nestling (Nr. 7) entspricht das Darmmuster weitgehend demjenigen des Adulttieres; die Unterteilungen der Kammern sind höher und stärker geworden, im Duodenum erreichen sie aber den oberen Rand der Längsfalten noch nicht, so daß oberflächlich der Eindruck lappenförmig erhöhter Zickzackfalten entsteht. Im Ileum sind die Unterteilungen deutlicher, wenn auch manchmal noch nicht überall gleich hoch, so daß das Muster nicht überall regelmäßig erscheint. – Zirka $\frac{1}{4}$ Jahr alte Krähen haben das definitive Muster der Erwachse-

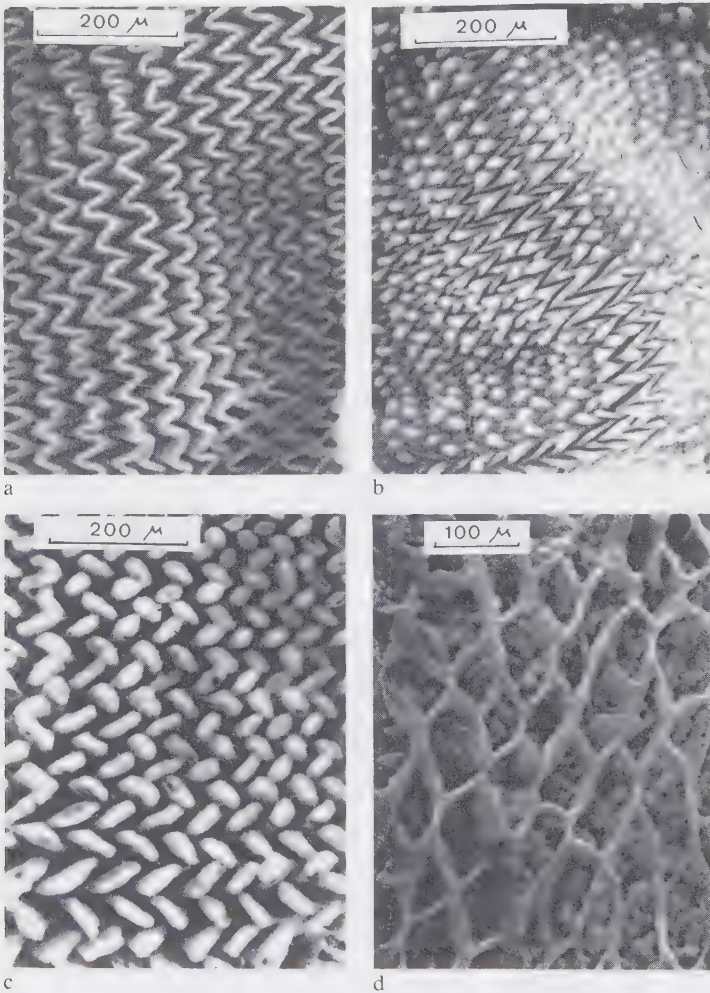


Abb. 7. Darm; Ontogenie des Schleimhautmusters bei *Corvus corone*.

a. Embryonalstadium 2, Ileum. – **b.** Embryonalstadium 3, Duodenum. – **c.** Jungvogel Stadium 5, Duodenum. – **d.** Altvogel, Duodenum. – a, b, c, Methylenblaufärbung, Negativ-Aufnahmen, d REM-Aufnahme. Nummern der Entwicklungsstadien wie in Abb. 6.

nen: im Duodenum wie im Ileum ein Wellenmuster aus röhrenartigen, stark erhöhten Kämmerchen (Nr. 8, vgl. Abb. 7d).

5.7. Diskussion

Die Gliederung des Vogeldarmes und die äußeren Proportionen sind gut bekannt und wurden vielfach in ihrem funktionellen und taxonomischen Zusammenhang diskutiert (Bujard 1906, 1909, Clara 1925, Eber 1956, Gadow 1879, 1889, Hesse 1935, Magnan 1910, Mitchell 1901, Rensch 1946, Schumacher 1922, Ziswiler 1967).

Die Feststellung, daß der Dünndarm herbivorer und granivorer Formen relativ lang, derjenige carnivorer, insectivorer und fructivorer Vögel hingegen kürzer ist (Ziswiler & Farner 1972), gilt auch für die Corvidenarten, wenn man ihre verschiedene Vorzugsnahrung berücksichtigt. Trotz der deutlichen funktionellen Anpassung gestatten die unterschiedlichen Außenmaße und histologischen Maße eine gute taxonomische Gruppierung, wobei sich zwei Haupttypen abzeichnen:

Typ «*Corvus*»: langer, schmaler und gleichmäßig verlaufender Dünndarm; rela-

tiv kurzer Enddarm, der weiter ist als das Ileumendstück; relativ niedrige, schmale Schleimhautfalten, welche gegen den Enddarm zu ausgesprochen niedrig werden; dünne Kryptenschicht mit schmalen Kryptenendstücken. Diesem Typ entsprechen *Corvus corone*, *C. frugilegus* und *C. corax*, während *C. monedula* in der Form des Enddarms diesem Typ zugehört, in den anderen Merkmalen aber dem anderen Typ gleicht.

Typ «*Garrulus*»: kurzer, weiter, gegen den Enddarm sich allmählich verschmälernder Dünndarm; langer und breiter Enddarm, der aber schmaler ist als das Ileumendstück; hohe, breite Schleimhautfalten, welche gegen den Enddarm nur wenig niedriger werden; dicke Kryptenschicht und breite Kryptenendstücke. Diesem Typ entsprechen *Garrulus* und *Pyrrhocorax*, mit einigen Abweichungen auch *Pica* (niedrige Falten im caudalen Abschnitt des Dünndarms) und *Nucifraga* (relativ niedrige Falten im Duodenalteil).

Auch das Schleimhautmuster des Vogel-darmes wurde schon von vielen Autoren beschrieben (Bujard 1909, Clara 1926b, Müller 1922, Ziswiler 1967). Bujard (1909) postulierte einen Zusammenhang zwischen Darmrelief und Ernährungsweise. Jakobshagen (1915, 1920) hingegen kam auf Grund seiner Untersuchungen an Fischen, Amphibien und Reptilien zur Ansicht: «Morphologische Reliefreihen knüpfen sich an Verwandtschaftsgruppen und nicht an Ernährungskategorien.» Ziswiler (1967) gibt eine einleuchtende Interpretation des Musters: «Man kann den von caudal nach rostral zunehmenden Differenzierungsgradienten als Rekapitulation der phyletischen Differenzierung betrachten».

Meine ontogenetischen Untersuchungen am Darm von *Corvus corone* bestätigen diese Auffassung. Wie Jakobshagen (1915, 1920) an Reptilien und Amphibien feststellte, erwiesen sich gestreckte, parallele Falten als ursprünglich. Sehr junge Krähenembryonen zeigen diese Faltenform über die ganze Darmlänge (Abb. 6: 1). Den gestreckten Falten folgen die Zickzackfalten (Abb. 6: 2), das einfachste Muster, das bei

adulten Corviden nur im caudalen Darmteil vorkommt. Von hier aus ließen sich grundsätzlich drei Möglichkeiten der Weiterentwicklung denken: erstens könnten Zickzackfalten durch Einsenkungen unterbrochen werden, so daß nur noch finger- oder lappenförmige Zotten übrig blieben, zweitens könnten die Faltenränder partiell oder gleichmäßig in die Höhe wachsen und drittens könnten sich zwischen den Zickzackfalten zusätzliche Querwände bilden.

Nach meinen Beobachtungen scheinen sich bei den Corviden, je nach Art gleichzeitig oder unabhängig voneinander, nur die beiden letzteren Differenzierungsvorgänge abgespielt zu haben. Einerseits führen zuerst die Wanderhöhungen zu einem System von halbkreisförmigen oder – nur embryonal – fingerförmigen Zotten (Abb. 6: 2, 3; Abb. 7b, c). Andererseits wird die Oberflächenvergrößerung durch die Bildung von Querwänden (Abb. 3 G) erreicht, deren erste Ansätze Verstrebenungen an den Ecken der Zickzackfalten (F) sind, wie sie auch Müller (1922) für *Turdus iliacus* beschreibt. Der nächste Differenzierungsschritt besteht in der einfachen (H) oder mehrfachen (I) Unterteilung der Kammern. Ob diese Kammern Rauten-, Rechteck- oder Hexagonalform aufweisen, hängt einerseits von der Stellung der Querwände, andererseits vom Dehnungszustand des Darmes ab (Abb. 5). Eine weitere Oberflächenvergrößerung kann aber wiederum auch bei Netzfalten durch vorstehende Lappen und Zotten erreicht werden (Abb. 4c). Wenn ältere Autoren oft widersprüchliche Angaben über das Darmrelief machten, so beruht dies vermutlich darauf, daß wegen der überstehenden Lappen das Grundmuster in der Tiefe nur nach spezieller Präparation erkennbar ist.

Ein Vergleich der Differenzierungsstufen des Darmmusters der von mir untersuchten Corviden ergibt folgende Artunterschiede: Bei *Garrulus* findet sich ein primitives Muster mit Netzfalten und vorstehenden Lappen im größten Teil des Darmes. Das gleiche Muster besteht bei *Nucifraga* im vorderen Darmteil, es geht aber im Ileum in ein

gleichmäßig hohes Netzmuster über. Bei *Pica* und *Pyrrhocorax* tritt die Lappenbildung noch stärker zurück, dafür werden nun die Wände verstärkt. Die beiden Gattungen unterscheiden sich aber durch die mehr eckige oder rundliche Form der Kammern.

Den geringsten Differenzierungsgrad treffen wir bei *Corvus corax* und *C. frugilegus* mit überwiegend gleichmäßig hohen Zickzackfalten. Nur im Duodenum treten über eine kurze Strecke Netzfalten mit vorstehenden Lappen wie bei *Garrulus* auf.

Die höchste Differenzierung wird bei *Corvus corone* mit der mehrfachen Unterteilung der Netzfalten zu einem feingliedrigen Wabenmuster über die ganze Darmlänge erreicht.

Corvus monedula zeigt zu Beginn des Duodenums eine einfache Unterteilung des Netzmusters, das gelegentlich durch halbkreisförmige Lappen erhöht ist. Dann geht dieses Muster in einfache Netzfalten über und schließlich in Zickzackfalten. Es ist unwahrscheinlich, daß dieser Typ eine Zwischenstufe zwischen den beiden vorherigen Differenzierungstypen ist, da bei *C. corone* auch in der Ontogenie eine einfache Unterteilung der Netzfalten nie sichtbar wird, sondern gleichzeitig alle Zwischenwände der mehrfach unterteilten Netzfalten entstehen.

Aus der ontogenetischen Untersuchung wird ersichtlich, daß sich das Schleimhautmuster aus einfachen geometrischen Formen durch fortschreitende Unterteilung entwickelt. Die einzelnen Muster werden sich aber bei verschiedenen Ernährungsweisen unterschiedlich bewähren. So könnten die Querwände im Schleimhautrelief nicht nur der Oberflächenvergrößerung dienen, sondern auch dadurch vorteilhaft sein, daß sie den Durchfluß nährstoffarmer, schwerverdaulicher Vegetabilienahrung verlangsamen und damit eine ausreichende Verweildauer im Darm gewährleisten. Der unterschiedliche Bau der Falten läßt sich in bezug auf die verschiedenartige Konsistenz der Nahrung wie folgt interpretieren:

1. Das Netzfaltensystem mit seinen in verengtem Zustand rhomboidalen, schmalen, in gedehntem Zustand aber breiten, rechteckigen Kammern (Abb. 5) – Bsp. *Corvus monedula* – saugt durch diese Formänderung den homogenen, halbflüssigen Nahrungsbrei in die Kammern und preßt ihn wieder aus. Dadurch ist eine gute Durchmischung von Nahrung und Sekreten gewährleistet.

2. Das mehrfach unterteilte Netzfaltensystem – Bsp. *Corvus corone* – bewährt sich vor allem bei harter, faseriger Nahrung wie Gramineenteilen. Bei Veränderungen der Wanddehnung bleiben die festen Bestandteile im Darmlumen und nur der flüssige Anteil der Darmfüllung wird mit den gelösten Nährstoffen bald eingesogen, bald wieder mit den Darmsekreten ausgepreßt.

3. Die vorstehenden Lappen – Bsp. *Garrulus* – bilden mit ihrer großen Oberfläche, die vom Darminhalt umspült wird, günstige Voraussetzungen bei homogenem, flüssigem Darminhalt wie z. B. Eichelbrei.

Die Ausbildung des Schleimhautmusters sollte jedoch nicht bloß als funktionelle Adaptation interpretiert werden. Dies zeigt sich darin, daß Formen mit gleicher Vorzugsnahrung wie *Pica* und *Corvus corone* verschiedene Schleimhautmuster haben, deren einzige Gemeinsamkeit in einem ähnlichen Verlauf der Faltenhöhe besteht. Die Reliefmuster bei Corviden lassen sich vielmehr als Stufen einer Differenzierungsreihe, ausgehend von den verschiedenen Ontogenesestadien, deuten.

6. Abschließende Diskussion

Die Familie Corvidae wurde in den letzten Jahren von vielen Autoren mit den verschiedensten Methoden untersucht. Amadon (1944) definiert sie als eine monophyletische Gruppe von miteinander in enger Beziehung stehenden Gattungen. Osteologische (Ashley 1941), myologische (Hudson & Lanzillotti 1955) und biochemische Untersuchungen (Sibley 1970) bestätigen diese Ansicht. Auch meine Befunde am

Verdauungstrakt, sowohl in bezug auf die qualitativen als auch auf die quantitativen Merkmale, lassen die Familie als eine geschlossene Gruppe erscheinen.

Die Corviden werden meistens als eine eigene Familie (Blake 1962) betrachtet. Amadon (1944) schlägt eine erweiterte Familie Corvidae vor, in welcher als Subfamilien die Rabenvögel (Corvinae) mit den Paradiesvögeln, Pirolen, Drongos und Flötenvögeln vereinigt wären. Mayr & Amadon (1951) stellen die Familie Corvidae mit den australischen rabenähnlichen Grallinidae, Callaeidae, Cracticidae, Ptilonorhynchidae und Paradisidae zusammen auf die höchste Differenzierungsstufe unter den Passeriformes, wobei sie eine Parallelentwicklung nicht für ausgeschlossen halten. Bei Sibley (1970) findet man eine Zusammenstellung der Argumente verschiedener Autoren, welche auf Grund von Befunden der Myologie, Osteologie und Pterylosis (Leach 1914, Stonor 1938, Berger 1956, Beecher 1953, Jollie 1958, Bock 1962a, b, 1963) zu verschiedenen Ansichten über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Corviden zu anderen Familien kommen. Serologische Vergleiche von Stallcup (1961) zeigen Ähnlichkeiten der Corviden mit *Lanius*, und McFarlane (1963) fand Ähnlichkeiten zwischen den Spermatozoen der Corviden und der Laniiden. Durch Analysen von Albumenproteinen kommt Sibley (1970) zur Überzeugung, daß die Corvidae wohl gewisse Ähnlichkeiten mit den Cracticidae und Paradisidae haben, daß jedoch

nur zu *Lanius* eine eindeutige Verwandtschaft besteht. In bezug auf die Verwandtschaft der Corviden mit benachbarten Familien sind meine Beobachtungen nicht von Bedeutung, da der Verdauungstrakt bei diesen Familien nicht untersucht ist. Wie ich bereits früher erwähnt habe, kann ich gewisse Ähnlichkeiten zu den von Ziswiler (1967) untersuchten Singvogelfamilien Ploceidae und Pyrrhuloxiidae feststellen, welche aber mehr auf einem ähnlichen Differenzierungsgrad als auf naher Verwandtschaft zu beruhen scheinen. Untersuchungen der Verdauungssysteme von Corviden-ähnlichen Familien könnten hier vermehrt Klarheit schaffen.

Meine Resultate zeigen, daß es möglich ist, auf Grund von Strukturmerkmalen des Verdauungstraktes relevante Argumente für die Feingliederung einer Vogelfamilie zu finden. Ich versuchte, die Merkmale so zu wählen, daß sie die drei von Ziswiler (1967) postulierten Hauptvoraussetzungen erfüllen: gute Unterscheidbarkeit, mit anderen Merkmalen nicht korrelierte Variabilität und erkennbare Funktionalität. Von den hier untersuchten 84 gut unterscheidbaren qualitativen und quantitativen Merkmalen erfüllten 73 diese Anforderungen: 11 Merkmale des Muskelmagens erwiesen sich als zu stark voneinander abhängig und wurden von der systematischen Argumentation ausgeschlossen (Tab. 9).

Für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen scheinen mir neben dem quantitativen Vergleich der Übereinstim-

Tab. 9. Übereinstimmungsgrad der Merkmale. Die Anzahl übereinstimmender Merkmale zweier Arten ist in % der Gesamtzahl der 73 berücksichtigten Merkmale ausgedrückt.

	<i>C. mone-</i> <i>dula</i>	<i>C. corone</i>	<i>C. frugile-</i> <i>gus</i>	<i>C. corax</i>	<i>Pyrrho-</i> <i>corax</i>	<i>Nuci-</i> <i>fraga</i>	<i>Pica</i>	<i>Garrulus</i>
<i>C. monedula</i>	100		46	43	29	43	41	36
<i>C. corone</i>	32	100	57	37	25	27	31	22
<i>C. frugilegus</i>	46	57	100	50	40	35	40	10
<i>C. corax</i>	43	37	50	100	31	38	39	25
<i>Pyrrhocorax</i>	29	25	40	31	100	51	34	36
<i>Nucifraga</i>	43	27	35	38	51	100	37	44
<i>Pica</i>	41	31	40	39	34	37	100	38
<i>Garrulus</i>	36	22	10	25	36	44	38	100

mungen jene Merkmale besonders beachtenswert, die feinste morphologische Differenzierungen zeigen und deren Phylogenie durch ontogenetische Untersuchungen erhellt werden kann. In unserem Fall ist dies das Schleimhautrelief des Darmes. Das von mir beobachtete Mustersystem ist nicht exklusiv für die Corviden, sondern kommt auch in vielen anderen Familien vor; innerhalb der Passeriformes etwa bei Ploceidae (Bujard 1909), bei Alaudidae und Sturnidae (Müller 1922), bei Pyrrhuloxiidae (Ziswiler 1967) und auch außerhalb dieser Ordnung z.B. bei den Gruidae (Zoppi & Shmerling 1969). Taxonomische Beziehungen zwischen diesen Familien lassen sich zwar anhand dieses Merkmales kaum finden, hingegen kann es innerhalb der Familie als Maß für den Differenzierungsgrad der verschiedenen Arten angesehen werden. Dabei ist zu bedenken, daß ähnliche Strukturen auf gemeinsamer Abstammung beruhen, aber auch als funktionelle Anpassung an ähnliche Lebensverhältnisse entstehen können. Aber selbst in diesem Falle ist zu beachten, daß es sich bei allen Corviden um relativ nahe verwandte Arten handelt, daß es also auf Grund des ähnlichen Genoms bei gleichartigem Selektionsdruck leicht zu Parallelentwicklungen kommen kann, die nicht unter den üblichen Konvergenzbegriff fallen, der ja eine äußere Angleichung grundsätzlich verschiedener Stammformen umschreibt.

In bezug auf Oesophagus-, Drüsenmagen- und Darmstruktur ließen sich zwei Extremtypen «*Corvus*» und «*Garrulus*» unterscheiden. Zum ersten gehören vor allem die Arten der Gattung *Corvus*, mit Ausnahme von *C. monedula*, welche gleichviel Ähnlichkeiten zum ersten wie zum zweiten Typ zeigt. Die übrigen Arten zeigen mehr oder weniger Affinitäten zum Typ «*Garrulus*». Die einigermaßen homogene Verteilung der einzelnen Arten im Intermediärbereich zwischen den beiden Extremtypen sprechen gegen eine Aufteilung der Familie in zwei Unterfamilien, Garrulinae und Corvinae, wie es frühere Ornithologen vorschlugen. Meine Resultate unterstützen

Goodwin (1976), welcher diese Zweiteilung der Familie für unnötig hält.

Hingegen ergeben sich gute Argumente für die Bündelung einzelner Arten. Die Gattung *Garrulus* wird als primitive Gruppe der Corviden aufgefaßt, nicht nur auf Grund der morphologischen Merkmale, sondern auch ihres Verhaltens, welches «eine gewisse Ähnlichkeit mit gebüschbewohnenden Singvögeln zeigt» (Heinroth 1924). Bei meinen Untersuchungen am Verdauungstrakt fand ich bei *Garrulus glandarius* zwar einen hochspezialisierten Speicher-Oesophagus, hingegen ist das Schleimhautmuster des Darmes – für unsere Argumentation das wichtigere Merkmal – sehr ursprünglich.

Nucifraga und *Garrulus* stimmen in 44% der Merkmale überein, auch das Schleimhautmuster des Darmes ist bei beiden Arten sehr ähnlich.

Trotz Ähnlichkeiten im Oesophagusbereich ist die Merkmalsübereinstimmung zwischen *Pyrrhonorax* und *Garrulus* mit 36% geringer, hingegen stimmen *Nucifraga* und *Pyrrhonorax* in 51% der Merkmale überein. Das *Pyrrhonorax*-Schleimhautmuster läßt sich auch leicht von *Nucifraga* ableiten. *Pyrrhonorax* steht also in näherer Verwandtschaft zu *Nucifraga*. Ich kann somit der Behauptung von Amadon (1944) zustimmen, der in *Nucifraga* einen «umgewandelten Altweltthäher» (a transformed Old World jay) sieht, während *Pyrrhonorax* als «eine Weiterspezialisierung des *Nucifraga*-Astes» (a further specialisation of *Nucifraga*-like stock) zu deuten ist.

Pica zeigt etwa gleiche Merkmalsübereinstimmungen zu *Corvus frugilegus* (40%) und *C. corax* (39%), *Garrulus* (38%) und *Nucifraga* (37%). Ich halte *Pica* als einen frühen Abkömmling des ursprünglichen *Garrulus*-Astes, welcher sich im Gegensatz zu *Nucifraga* und parallel zu *Corvus* auf das Leben im offenen Feld und auf Granivorie eingestellt hat. Auch Amadon (1944) sieht in *Pica* eine eigenständige, vorwiegend altweltliche Gattung mit häherähnlichen Verwandten in der Neuen Welt.

Der Ableitung von *Corvus* aus *Nucifra-*

ga-ähnlichen Vorfahren (Amadon 1944) kann ich ebenfalls zustimmen: *C. corax* und *C. frugilegus* zeigen etwa gleich starke Übereinstimmung von Merkmalen mit *Nucifraga* (38%, 35%) wie mit *Pica* (40%, 39%), ihr Darmschleimhautmuster ist aber, ähnlich wie bei *Nucifraga*, noch primitiv, während dasjenige von *Pica* differenzierter ist. Die vielen Ähnlichkeiten mit *Pica* sind eher als Parallelentwicklung ähnlicher Anlagen zu erklären. Auch eine nahe Verwandtschaft zwischen *Pyrrhonorax* und *Corvus* (*Pyrrhonorax-C. frugilegus*: 40% Übereinstimmung) ist wahrscheinlich, doch ist *Pyrrhonorax* zu hoch differenziert, um als Stammform für *Corvus* in Frage zu kommen. Da zudem *Pyrrhonorax* von *Nucifraga*-ähnlichen Vorfahren abzuleiten ist, deuten wir die große Übereinstimmung von *Pyrrhonorax* und *Corvus* am besten als Parallelentwicklung einander sehr nahe stehender Linien, die beide auf *Nucifraga* zurückgehen. Die Vermutung Goodwins (1976), daß die Ähnlichkeit zwischen *Corvus* und *Pyrrhonorax* mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf Konvergenz nicht näher verwandter Arten zurückzuführen sei, erscheint mir unhaltbar.

Mit Jollie (1978) bin ich der Ansicht, daß *Corvus corax*, *C. frugilegus* und *C. corone* einer geschlossenen Verwandtschaftsgruppe angehören. Dabei erreicht *C. corone* (*corone* und *cornix*) in bezug auf das Schleimhautmuster die höchste Entwicklungsstufe, während *C. corax* und *C. frugilegus* ähnlich primitive Muster zeigen. Auf Grund des Schleimhautmusters muß man *C. frugilegus* eindeutig in nächste Nähe von *C. corax* stellen. Dem scheint die Tatsache zu widersprechen, daß *C. frugilegus* mit *C. corone* ausgesprochen viel übereinstimmende Merkmale aufweist (57%), mehr als mit *C. corax* (50%). Ich halte dies jedoch als Parallelentwicklung zufolge ähnlicher Ernährungsweise. Nach meinem Dafürhalten ist *C. frugilegus* die jüngere Art, was auch dadurch bestätigt wird, daß sie im Gegensatz zu *C. corone* kaum Rassenbildung aufweist.

Corvus monedula steht in vieler Hinsicht

abseits von der *Corvus*-Gruppe; er zeigt gleich starke Merkmalsübereinstimmung mit den ursprünglichen *Corvus*-arten (*monedula-corax*: 43%, *monedula-frugilegus* 46%), mit *Nucifraga* (43%) und *Pica* (41%), etwas weniger mit *Garrulus* (36%). Sein Schleimhautmuster zeigt eine höhere Differenzierung als bei *C. corax* und *C. frugilegus*. Auch Jollie (1978) sieht bei *C. monedula* allzu große Unterschiede im Nistverhalten, in der Farbe der Augen und der Eier, in der Stimme usw., als daß man ihn bei der Gattung belassen könnte, und schlägt vor, die Gattung *Coloeus* Kaup, 1829, wiederherzustellen. Ich bin gleicher Meinung und glaube aus meinen Resultaten schließen zu können, daß *Coloeus*, ähnlich wie *Corvus* und *Pyrrhonorax*, sich aus einem Ast der *Nucifraga*-ähnlichen Vorfahren separat entwickelt hat.

Untersuchungen an weiteren Arten außerhalb Europas könnten wahrscheinlich in die verwandtschaftlichen Beziehungen größere Klarheit bringen.

Danksagung. Vielen Personen schulde ich Dank für die Hilfe, die sie mir bei meiner Arbeit zukommen ließen. In erster Linie möchte ich hier meinen Dank Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler abstatten, der mir das Thema überließ und meine Arbeit jederzeit wohlwollend unterstützte. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. Dr. R. Nöthiger und Herrn J. Hegelbach für Materialbeschaffung sowie der Schweizerischen Vogelwarte Sempach, welche mir umfangreiches Vogelmaterial überließ. Ferner möchte ich Frau Dr. V. Krulis, Frau S. Wick und Frl. D. Kobelt für ihre Hilfe und ihren Rat bei histologischen und photographischen Arbeiten danken, sowie Frl. Prof. Dr. D. Homberger, Herrn M. Güntert, Herrn F. Zihler und vielen anderen Kollegen, mit welchen ich auftauchende Probleme diskutieren konnte.

Zusammenfassung, Summary

1. An 8 Arten der Familie Corvidae wurde eine vergleichend morphologische Untersuchung des Verdauungskanal durchgeföhrt.

2. Für jeden Abschnitt des Verdauungstraktes – Oesophagus, Drüsenmagen, Muskelmagen, Dünndarm, Enddarm und Blinddärme – wurden arttypische qualitative und quantitative Merkmale ermittelt und ihre funktionelle Bedeutung diskutiert. Die aus histologischen Schnittserien stammenden Meßwerte wurden in Tabellen und Diagrammen zusam-

mengetragen; an diesen wurde ihr Beitrag zur Feingliederung der Familie geschätzt.

3. Als besonders schlüssige qualitative Merkmalskomplexe für die Unterscheidung niederer Taxa erwiesen sich die Struktur der Drüsen, der Lamina propria und der Muscularis mucosae im Oesophagus, die Strukturen der Zusammengesetzten Drüsen und des Schleimhautmusters im Drüsenmagen und ganz besonders das Schleimhautrelief im Darmrohr. Die spezielle Untersuchung der Ontogenese des Schleimhautmusters im Darm von *Corvus corone* ergab Hinweise auf die Evolution dieses Merkmals.

4. Die Corviden stimmen zwar im allgemeinen Bau der einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktes weitgehend überein, im feinstrukturellen Bereich zeigen sie jedoch eine ausgeprägte interspezifische Radiation. Von insgesamt 84 verglichenen Merkmalen ergaben sich bei mindestens 73 deutliche Unterschiede zwischen einigen der untersuchten Arten. Ein Vergleich des Übereinstimmungsgrades dieser arttypischen Merkmale mit der Entwicklungsstufe des Schleimhautmusters legt Schlüsse über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Kleingruppen nahe.

5. Die wesentlichen Folgerungen für die Feingliederung der Familie sind:

- a) *Nucifraga* ist von *Garrulus*-ähnlichen Vorfahren abzuleiten.
- b) *Pyrhocorax* und *Corvus* zeigen nahe Verwandtschaft mit *Nucifraga* und stammen wahrscheinlich beide von *Nucifraga*-ähnlichen Vorfahren ab.
- c) Die Gattung *Corvus* erweist sich, trotz nahrungsbedingten Radiationen, als recht homogen mit Ausnahme von *Corvus monedula*.
- d) *Corvus monedula* zeigt große Affinitäten zu *Nucifraga*, *Pica* und *Garrulus*, so daß es naheliegend scheint, die Gattung *Coloeus* Kaup, 1829, wieder einzuführen. Möglicherweise hat sich *Coloeus* aus *Nucifraga*-ähnlichen Vorfahren parallel zu *Corvus* entwickelt.
- e) *Pica* nahm, sehr wahrscheinlich ausgehend von *Garrulus*-ähnlichen Vorfahren, eine eigene Entwicklung, welche Analogieähnlichkeiten zu *Corvus corone* und *Corvus frugilegus* zeigt.

6. Die aus meinen Befunden resultierenden Systemvorschläge werden mit jenen anderer Autoren verglichen.

A comparative morphological study of the digestive tract of some European Corvids (Corvidae)

1. A comparative morphological investigation was carried out on the digestive tracts of 8 species of the Corvidae.

2. For each section of the digestive tract – esophagus, glandular stomach, gizzard, small intestines, colon and ceca – the qualitative and quantitative characteristics typical for each species were determined, and their functional significance was discussed. The results, which were obtained from a

series of histological sections, were summed up in a set of tables and diagrams; from these one could judge their taxonomical importance.

3. Certain qualitative characteristics proved to be particularly significant in determining differences between members of the lower taxa, namely the structure of the glands, the Lamina propria and the Muscularis mucosae in the esophagus, the structure of the composed glands, the pattern of the epithelial surface in the glandular stomach, and most of all the inner relief of the intestines. The ontogeny of the epithelial reliefs of *Corvus corone* was analysed. The results shed light on the evolution of this characteristic.

4. The general morphology of the individual parts of the alimentary tract is similar in all members of the Corvid family; however the minute structures show distinct interspecific radiation. Out of a total of 84 compared characteristics, at least 73 indicated clear differences among some of the investigated species. A comparison of the degree of similarity of these species-typical characteristics gives evidence concerning the relationships between the smaller groups with each other.

5. The systematic conclusions which can be drawn are as follows:

- a) *Nucifraga* descended from *Garrulus*-like ancestors.
- b) *Pyrhocorax* and *Corvus* are closely related to *Nucifraga* and probably both descended from *Nucifraga*-like ancestors.
- c) Apart from *Corvus monedula* the *Corvus*-genus proves to be quite homogeneous, in spite of certain divergences caused by dietary differences.
- d) *Corvus monedula* shows great similarities with *Nucifraga*, *Pica* and *Garrulus*, so that it appears relevant to revive the genus *Coloeus* Kaup, 1829. Possibly *Coloeus* developed parallel to *Corvus* from *Nucifraga*-like ancestors.
- e) *Pica*, which probably descended from *Garrulus*-like ancestors, developed independently, showing certain analogies with *Corvus corone* and *Corvus frugilegus*.

6. The classification system which results from my findings, is compared with those of other authors.

Literatur

- AMADON, D. (1944): The genera of Corvidae and their relationships. Amer. Mus. Nov. 1251: 1–21.
- ASHLEY, J.F. (1941): A study of the structure of the humerus in the Corvidae. Condor 43: 184–195.
- BALLA, Y. & V. ZISWILER (1979): Ernährungsadaptive Radiation des Verdauungstraktes bei Meisen (Paridae). Rev. suisse Zool. 86: 835–842.
- BEECHER, W.J. (1953): A phylogeny of the Oscines. Auk 70: 270–333.
- BERGER, A.J. (1956): On the anatomy of the birds of paradise, with comparative remarks on the Corvidae. Auk 73: 427–446.

- BOCK, W.J. (1962a): Feather tracts in the Corvidae – a correction. *Ibis* 104: 257–259. – (1962b): The pneumatic fossa of the humerus in the Passeres. *Auk* 79: 425–443. – (1963): Relationships between the birds of paradise and the bower birds. *Condor* 65: 91–125.
- BOCK, W.J., R.P.BALDA & S.B.VAN DER WALL (1973): Morphology of the sublingual pouch and tongue musculature in Clark's Nutcracker. *Auk* 90: 491–519.
- BUJARD, E. (1906): Sur les villosités intestinales. *Compt. rend. assoc. anat.* 8: 128–132. – (1909): Etude des types appendicels de la muqueuse intestinale en rapport avec les régimes alimentaires. *Int. Monatsschr. Anat. Physiol.* 26: 1–96.
- CLARA, M. (1925): Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarmes, I. Teil. *Z. mikroskop. anat. Forschung* 4: 346–416. – (1926a): Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarmes, VII. Teil. *Ibid.* 6: 22–72. – (1926b): Beiträge zur Kenntnis des Vogeldarmes, VIII. Teil. *Ibid.* 9: 1–48. – (1934): Über den Bau des Magendarmkanals bei den Amseln (*Turdidae*). *Z. Anat.* 102: 718–771.
- COOMBS, F. (1978): The Crows. A study of the Corvids of Europe. London.
- EBER, G. (1956): Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel. *Biol. Abh.* 13: 1–60.
- GADOW, H. (1879): Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystems der Vögel, I. und II. Teil. *Jena. Z. Naturw.* 13: 97–171, 339–403. – (1889): On the taxonomic value of the intestinal convolutions in birds. *Proc. zool. Soc. London* 1889: 303–315.
- GOODWIN, D. (1976): Crows of the world. New York.
- GRESCHIK, E. (1912): Mikroskopische Anatomie des Enddarmes der Vögel. *Aquila* 19: 210–269. – (1914): Histologie des Darmkanals der Saatkrähe (*Corvus frugilegus*). *Aquila* 21: 121–136.
- GROEBBELS, F. (1930): Der Vogel. Bau, Funktion, Lebenserscheinung, Einpassung. Bd. 1, Atmungswelt und Nahrungswelt. Berlin.
- HEINROTH, O. UND M. (1924): Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. Berlin.
- HESSE, R. (1935): Tierbau und Tierleben, Bd. 1. Jena.
- HODGES, R.D. (1974): The histology of the fowl: The digestive system. London & New York.
- HUDSON, G.E. & P.J.LANZILLOTTI (1955): Gross anatomy of the wing muscles in the family Corvidae. *Amer. Midland Nat.* 53: 1–44.
- JAKOBSHAGEN, E. (1915): Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. *Jen. Z. Naturw.* 53: 663–716. – (1920): Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Reptilien. *Jen. Z. Naturw.* 56: 361–430.
- JOLLIE, M. (1958): Comments on the phylogeny and skull of the passeriformes. *Auk* 75: 26–35. – (1978): Phylogeny of the species of *Corvus*. *Biologist* 60: 73–108.
- LEACH, J.A. (1914): The myology of the bell-magpie (*Strepera*) and its position in classification. *Emu* 14: 2–38.
- LÖHRL, H. (1970): Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) beim Sammeln und Knacken von Nüssen der Zirbelkiefer (*Pinus cembra*). *Anz. Orn. Ges. Bayern* 9: 185–196.
- MAGNAN, A. (1910): Influence du régime alimentaire sur l'intestin chez les oiseaux. *Compt. rend. Acad. Sci.* 150: 1706–1707.
- McFARLANE, R.W. (1963): The taxonomic significance of avian sperm. *Proc. XIII. Intern. orn. Congr. Ithaca, New York*: 91–102.
- MAYR, E. & D.AMADON (1951): A classification of recent birds. *Amer. Mus. Nov.* 1496: 1–42.
- MITCHELL, P.C. (1901): On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linn. Soc. London* 8: 173–275.
- MÜLLER, S. (1922): Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut bei den Vögeln. *Jena. Z. Wiss.* 58: 533–606.
- RENSCH, B. (1946): Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. *Zool. Jb. Allg. Zoologie* 61: 337–537.
- SCHREINER, K.E. (1900): Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. *Z. wiss. Zool.* 68: 481–580.
- SCHUMACHER, S. (1922): Die Blinddärme der Waldhühner mit besonderer Berücksichtigung eigentümlicher Sekretionserscheinungen in denselben. *Z. gesamte Anat., Abt. 1* 76: 640–644.
- SIBLEY, C.G. (1970): A comparative study of the eggwhite proteins of passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull.* 32: 1–131.
- STALLCUP, W.B. (1961): Relationships of some families of the suborder Passeres (Songbirds) as indicated by comparisons of tissue proteins. *J. Grad. Res. Center, Southern Methodist Univ.* 29: 43–65.
- STEINMANN, W. et al. (1975): Die Konservierung medizinischer und zoologischer Präparate in Phenoxetol. *Präparator* 21: 8–11.
- STONOR, C.R. (1938): Some features of the variation of the birds of paradise. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 109 B: 417–481.
- STRESEMANN, E. (1934): Aves in «Handbuch der Zoologie» (W.F.Kükenthal & T.Krumbach, Vol. VII, 2. Teil). Berlin.
- SWENANDER, G. (1902): Studien über den Bau des Magens und des Schlundes der Vögel. *Kgl. Nor. Vidensk. Selsk. Skr.* 6: 1–240.
- TURCEK, F.J. & L.KELSO (1968): Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae. *Communication in Behavioural Biology, Part A*, 1: 277–297.
- ZISWILER, V. (1967a): Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. *Zool. Jb. Syst.* 94: 427–520. – (1967b): Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel als taxonomischer

- Merkmalskomplex. Rev. suisse Zool. 74: 620–628.
- ZISWILER, V. & D.S. FARNER (1972): Digestion and the digestive system. in «Avian biology» (D.S. Farner & J.R. King). New York & London. Vol. 2: 343–430.
- ZOPPI, G. & D.H. SHMERLING (1969): Intestinal disaccharidase activities in some birds, reptiles and mammals. Comp. Biochem. Physiol. 29: 289–294.
- Dr. Maria G. Oelhafen, Zoologisches Museum der Universität Zürich-Irchel, Winterthurerstraße 190, CH-8057 Zürich*

Curriculum vitae

Maria Grazia Angela Rosa Oelhafen-Gandolla von Aarau,
geboren am 3.8.1935 in Lugano

- 1941–1946 Primarschule in Lugano
- 1946–1954 Ginnasio und Liceo in Lugano
- 1954 Maturität Typus A
- 1954–1959 Studium an der phil. Fak. II der Universität Zürich
- 1959 Diplom in Zoologie und für das höhere Lehramt unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. E. Hadorn
- 1959–1961 Assistentin am zoologisch vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich
- ab 1961 Hausfrau und zeitweise Lehrerin an kantonalen Mittelschulen in Aarau

Im Sommer 1976 immatrikulierte ich mich wieder an der Universität Zürich und begann unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler die vorliegende Dissertation. Hier besuchte ich Kolloquien und Seminarien bei Herrn Prof. Ziswiler und anderen Zoologie-Dozenten.

Meine früheren Dozenten waren die Herren Professoren:

Burla, Chen, Däniker, Grob, Hadorn, Hediger, Helbling, Karrer, Kuhn, Leupold, Leuthardt, Oberholzer, Rueff, Schächli, Schlittler, Schmid, Schwarzenbach, Schulz, Semenza, Slowik, Van der Waerden, Wanner.

